

Zur Genetik eines abgestuften Farbmerkmals (Tigerung) beim Pferd (*Equus caballus* L.) und Hauskaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.)

von

ERNST VON LEHMANN, Impekoven bei Bonn

Die Dalmatinische Scheckung oder Tigerung ist bei einer Reihe von Haustieren bekannt. In Europa hat diese Zeichnung, die kleine oder mittelgroße Flecken auf weißem Grund zeigt, mit dem Dalmatiner als Hunderasse wohl die erste weite Verbreitung gefunden, seitdem sich englische Züchter der „Dalmatinischen Bracke“ aus den Bergen Dalmatiens (Abb. 1) intensiv annahmen und einen Modehund daraus machten. Äußere Übereinstimmung deutet zunächst auch auf die gleichen Verhältnisse bei den genetischen Wurzeln. Es gibt aber schon im Phänotyp bei näherem Hinsehen deutliche Unterschiede, zum Beispiel beim getigerten Pferd und beim Hauskaninchen (hier die Rassen Dalmatiner Rex, Englische Scheckung und Deutsche Riesenschecken).



Abb. 1: Dalmatiner Bracke in Kotor (Dalmatien). Foto: v. Lehmann, 1958.

Bei der dominanten Kaninchenscheckung, mit der wir beginnen wollen, erstrecken sich die Flecken als Rassenmerkmal der Damatiner Rexe ähnlich wie beim Hund ziemlich gleichmäßig über den ganzen Körper, nur am Kopf (Schnauze = „Schmetterling“, Augenringe und Ohren) bleiben geschlossene Farbfelder stehen (Abb. 2). Beim Englischen Schecken und Deutschen Riesenschecken, von dem hier vor allem die Rede sein soll, ist das Muster insofern etwas abgewandelt, als die Zahl der Farbflecken verringert und beim Standard auf wenige, etwas größere, runde Tupfen von den Hüften bis zur Schwanzoberseite, einen Fleck unter dem Augenring und einen durchgehenden Aalstrich beschränkt ist (Abb. 3). Beim Englischen Schecken sind die Flankenflecken durch eine sog. „Kette“, d. h. durch einen Schwarm sehr kleiner Punkte, ersetzt. Alle drei Rassen kommen aber aus der gleichen Stammgruppe und stimmen genetisch weitgehend überein.

Obwohl die Zucht z. B. der Deutschen Riesenschecken schon relativ alt ist, besteht offenbar eine große Schwierigkeit, die gewünschten Standardtiere rein, also homozygot zu züchten, und in der einschlägigen Literatur (Krallinger, Kühn, Nachtsheim, Wilde) wird der Vererbungsmodus der Englischen Schecken und der Deutschen Riesenschecken als klassisches Beispiel für das Spaltungsgesetz in dieser Richtung verwendet. Man setzt für die — dominante — gewünschte Scheckungsmorphe (Standard) K ein; das rezessive Allel ist die Nichtscheckung ($= k$), und die gewünschten Tiere sind stets heterozygot Kk . KK -Tiere, sogenannte Weißschecken oder Chaplins, sind nicht nur wesentlich stärker aufgehellert, sondern sie sind auch sehr anfällig und haben eine hohe Sterblichkeitsrate in den ersten Lebenswochen. Während sich nun also in der Praxis alles darum dreht, die sehr genau vorgeschriebenen Einzelheiten der Zeichnung der Standardtiere herauszuzüchten und die Weißschecken auszumerzen, wird eine andere, genetisch sehr wichtige und interessante Erscheinung dieser Rasse fast ganz übersehen: Es gibt phänotypisch nicht nur die homozygoten Weißschecken und die heterozygoten Standardtiere, sondern es gibt noch weitere Abstufungen in Richtung auf die Verringerung der Weißfläche. Zum Beispiel spalten die Standardtiere bei Paarungen mit Nichtschecken auch die sog. Mantelscheckung ab (Abb. 4), eine Zeichnung, die zum Beispiel auch bei den Widderkaninchen ein anerkannter Farbschlag ist.

Beim Englischen Schecken gibt es nach einer Abbildung von Robinson (1958) auf diese Weise Stufen vom fast schwarzen Tier mit wenig Weiß an der Unterseite bis zum fast weißen Chaplin. Mit freundlicher Unterstützung der Züchter Franz Klar und Udo Döring konnte ich diese Abstufung jetzt beim Deutschen Riesenschecken nachvollziehen, indem erst ein Standard-♂ (Grundfarbe schwarz) mit einem Roten Neuseeländer-♀ gekreuzt wurde. Das Ergebnis waren 2 Standard (schwarz), 2 Mantelschecken (schwarz) und 4 ganz schwarze Tiere. Die beiden Mantelschecken wurden wieder ge-

kreuzt, und es ergab (F_2) im ersten Wurf: 5 Mantelschecken (3 schwarz, 2 rot) und 3 Nichtschecken. Theoretisch zu erwarten waren: 6 Schecken (darunter 2 homozygote, die wir bisher also leider nicht hatten!) und 2 Nichtschecken.

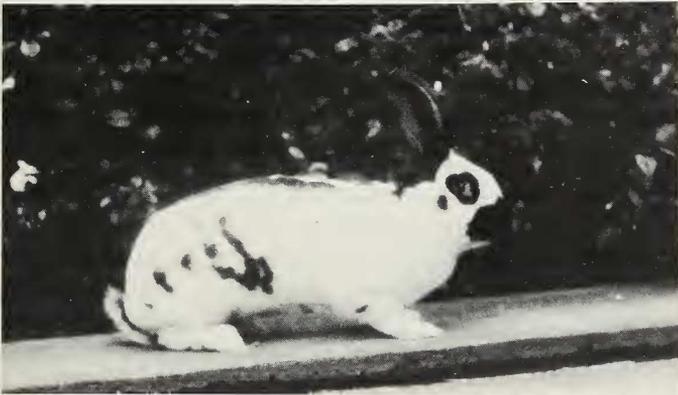
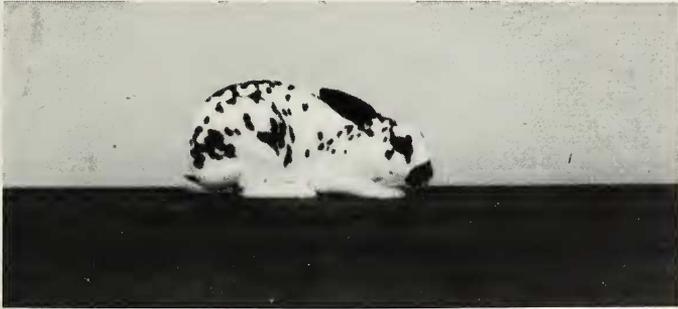


Abb. 2 (oben): Dalmatiner Rex. Besitzer Berthold Mäsgen-Impekoven.

Abb. 3 (Mitte): Deutscher Riesenschecke. Zucht Franz Klar-Witterschlick.

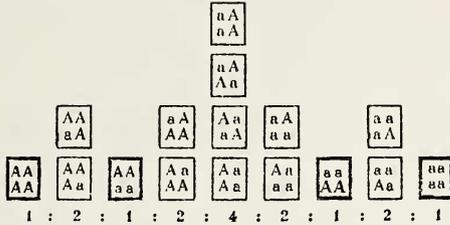
Abb. 4 (unten): Mantelscheck (DRSch₁, drsch). Zucht Udo Döring-Impekoven.

Es gibt bei den Nichtschecken gelegentlich noch Tiere mit ganz vereinzelt verstreuten weißen Haaren, die man vielleicht als unterste Stufe der Scheckung ansehen kann. Auf jeden Fall baut diese Kaninchenscheckung genetisch nicht auf einem Faktorenpaar mit ein oder zwei Phänotypen auf, sondern eine ganze Reihe gleichsinnig wirkender Stufen kann in Erscheinung treten, d. h. wir haben es mit einem polymeren Erbgang zu tun, wie ich ihn schon ähnlich beim Rehgehörn (1976), bei den Farbstufen des Eichhörnchens (1978) und bei der Mähnenlänge des Pferdes (1980) zeigen konnte.

Es muß an dieser Stelle aber einem möglichen Einwand begegnet werden, wonach es sich hier nicht um „genotypische Varianten“ (Herbst) handeln muß, sondern nur um eine wechselnde Expressivität dieses Merkmals, wie es zum Beispiel bei der Vererbung des Scheckungsgrades mancher Meer-schweinchenstämme von Wright (s. v. Lehmann 1951 p. 198) nachgewiesen wurde (nach 20 Generationen Inzucht ein Geschwister mit 20 % Weiß und ein anderes mit 90 % Weiß), oder wie wir es vor allem auch bei der erstaunlichen Variabilität in der Zeichnung der Haubenratten vor uns haben, auf die später noch einzugehen sein wird. Hier, bei unserer Kaninchenscheckung, handelt es sich jedoch um genetisch gebundene Stufen mit einander verstärkender Wirkung, wie es die züchterischen Bemühungen und Ergebnisse um die Standardtiere beweisen, und wie es auch Robinson nachweisen konnte (s. u.), und nicht um ungebundene, wechselnde Ausprägungsgrade.

Die Polymerie wird in der Literatur unterschiedlich definiert. Die „verstärkende Gene verschiedener Paare, die alle eine gleichsinnige Wirkung auf eine Merkmalsausbildung ausüben = additive Polygenie“ wird bei Kühn (1961) und anderen Autoren mit Homomerie gleichgesetzt. Ich habe die Definition und Bezeichnung von Heilbronn & Koswig (1966) vorgezogen: „Polymere Gene schaffen gemeinsam die Voraussetzung einer Eigenschaft, die jedes einzelne dieser Gene allein im nämlichen (nicht kumulative Polymerie) oder schwächeren (kumulative Polymerie) Grade hervorzurufen imstande ist.“ — Gerade die schwächeren und stärkeren Grade (= Stufen in unserem Falle) verdeutlichen auch die Vorgänge bei der Polymerie besser. — Vor allem ist aber zu beachten, daß die Homomerie nur ein Spezialfall der Polymerie ist. Herbst (1932) definiert ganz eindeutig: „Die an einem polymeren Erbgang beteiligten Faktorenpaare können gleichartig (Aa, Aa, Aa . . .) oder ungleichartig (Aa, Bb, Cc . . .) sein, wonach zwischen Homomerie und Heteromerie zu unterscheiden ist.“ Zur Homomerie sagt er aber weiter: „Im Rahmen eines homomeren Erbganges sind neben identischen Genotypen (vergl. . . .) weitere isomere Genotypen möglich, d. s. solche, die gleiche Gene in ungleicher Verteilung auf mehrere Faktorenpaare enthalten“, und bringt als Beispiele zwei Schaubilder, die die gleichartigen Faktorenpaare Aa und Aa nach identischen und isomeren Genotypen geordnet zeigen (Abb. 5 und 6). Er sagt zu der binomialen Reihe der isomeren Genotypen noch ergänzend: „Isomere Genotypen können gleichzeitig iden-

F₁ a) nach identischen Genotypen geordnet:



b) nach isomeren Genotypen geordnet:

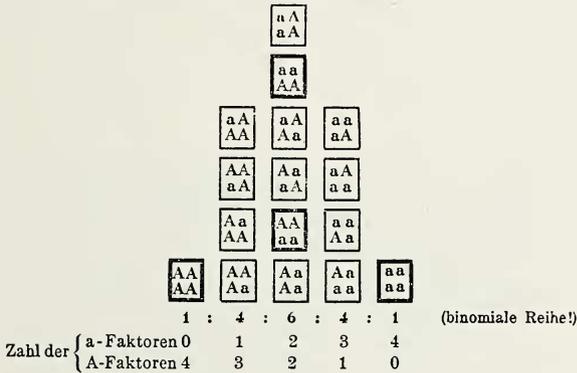


Abb. 5 und 6: Erbgang eines di-homomer determinierten Merkmales (nach W. Herbst 1932). 5 (oben): nach identischen Genotypen geordnet, 6 (unten): nach isomeren Genotypen geordnet.

tisch aber auch nicht identisch sein, also gleiche oder verschiedene Gametenkonstellationen haben. Dementsprechend werden sie sich im Erbgang entweder gleichwertig oder abweichend verhalten."

Nehmen wir in unserem Falle die zwei Stufen der dominanten Kaninchenscheckung in dieses Schema, A_2a_2 (= Standard) und A_1a_1 (= Mantel), dann ist zu klären, ob Homozygote der unteren Stufe $A_1^a A_1^a$ gleich heterozygote Verteilung auf zwei Stufen $A_2^a A_1^a$ bedeuten. Sind also mit anderen Worten homozygote Mantelschecken phänotypisch gleich einem heterozygoten Standard, oder nicht? Im ersten Falle würde es sich um Isomerie (nicht identische Genotypen), im anderen um identische Genotypen der Homomerie handeln. — Bei den Darstellungen kumulativer Polymerie werden in der Literatur stets nur Fälle angeführt, bei denen die „gleichsinnig wirkenden Anlagenpaare“ durch einfaches Zusammenzählen funktionieren,

z. B. bei Wilde, Bild 7 (Ohrlänge des Kaninchens): $0_10_10_20_2$ und $0_10_10_20_2$ und $0_10_10_20_2$ verursachen phänotypisch die gleiche Stufe! Es wird also Isomerie angenommen, und es wird dieser Modus bei Wilde auch für die rezessive Holländerscheckung des Kaninchens postuliert (= binomiale Reihe bei Bild 10 p. 63).

In unserem Falle muß es noch offen bleiben, weil wir bisher noch keine erkennbaren Homozygoten der tieferen Stufe (Mantel) gezüchtet haben.¹⁾ Ein Hinweis von Robinson deutet allerdings beim Englischen Schecken auf Isomerie, denn er hat mit einer Scheckungsstufe, die — nach seiner Abbildung Fig. 2 — etwa unserem Standard und dem homozygoten Chaplin entspricht, auf die tiefere Stufe, also dunklere Tiere über 5 Generationen selektionierte, mit dem Erfolg, daß dann — zumindest nach seiner Zeichnung — die Heterozygoten unseren Mantelschecken und die Homozygoten unseren Standardtieren ziemlich gleichkamen! — Aber es spricht doch vieles für identische Genotypen in unserem Falle, vor allem weil es unseren Züchtern offenbar unmöglich ist, reinerbige Tiere in der Standardzeichnung zu bekommen, was ein Leichtes wäre, wenn man nur die Faktoren der tieferen Stufe — homozygotisch — zu verdoppeln brauchte! Nur eine sehr große Zahl von Tieren könnte erst entscheiden, ob eine binomiale Reihe der Morphphen entsteht (= Isomerie), oder eine Aufspaltung nach identischen Genotypen: 1:2:1:2:4:2:1:2:1. Hier würde also die „Wertigkeit“, d. h. die einzelne „Stufe“ und nicht die Gametenkonstellation entscheiden (s. Abb. 5). —

Beim Pferd sind die weißen Bezirke der Tigerung nicht an der gleichen Stelle untergebracht wie beim Kaninchen; während bei diesem die albinotischen Flächen von der Unterseite und der Brust ausgehen und von dort auf die übrigen Teile des Rumpfes übergreifen, macht sich die Tigerung des Pferdes in den Anfangsstadien, also in den untersten Stufen, auf der Oberseite des Körpers und zwar auf der Kruppe bemerkbar. Dort stehen dann gegebenenfalls schon bei der Geburt die ersten, weißen kleinen Haarbüschel bei ganzfarbigen Fohlen (Abb. 7 + 8). Stufenweise breitet sich dann dieses Weiß über den Rücken und die Hinterschänkel aus, bis bei den höchsten Stadien (Leopard) auch die Vorderhand und der Kopf sowie die Füße erfaßt sind. Es liegt aber im Prinzip die gleiche Skala, bei der sich das Weiß gleitend oder stufenweise über den ganzen Körper ausbreitet, wie beim Kanin-

¹⁾ Nach Drucklegung der Arbeit gab es von den gleichen Mantelschecken einen zweiten Wurf in folgenden Farben: 2 Standardschecken (!), 4 Mantelschecken, 3 Nichtschecken und 4 am ganzen Körper klein gesprenkelte Tiere, deren farbliche Einstufung z. Zt. noch nicht ganz sicher ist. Rechnet man diese „Tiger“ auch zu den homozygoten Schecken, dann ergeben die beiden Würfe (21 Tiere): 6 Standard + Tiger (? homozygot), 9 Mantelschecken (= heterozygot) und 6 Nichtschecken (d. h. ? Isomerie).

chen vor, und ebenso wie bei diesem ist auch der Vererbungsmodus übereinstimmend, d. h. die Tigerung ist epistatisch über die Nichttigerung. Es können also nur Tiger aus solchen hervorgehen, und die Morphen entstehen auch bei einfacher Dosierung (= heterozygoter Anordnung). Das „Abspalten“ von Morphen mit geringen Weißflächen hochgradig getigeter Pferde, wie wir es analog bei den Kaninchen beschrieben haben, würde auf die gleiche genetische Situation (Homomerie, Isomerie) deuten, wenn nicht beim Pferd wesentlich kompliziertere Vorgänge und weitere Erscheinungsbilder hinzukämen.

Zunächst ist daran zu erinnern, daß wie beim Kaninchen zu der oben erwähnten Grundlage der verschieden großen, weißen bzw. albinotischen Hautfläche als zweites Kennzeichen die Fleckung gehört. Diese Flecken sehen aber nicht — wie beim Kaninchen, vor allem in dessen unteren Schekungsstufen — wie zackig begrenzte, „zusammengeschmolzene“ Pigment-



Abb. 7: Getigerte Mutterstute mit „Ringauge“ und „Krötenmaul“. Fohlen mit Anfangsstadien der Schabrackentigerung. Foto: Naumann, Scharbeutz, 1980.



Abb. 8: Ostpreußische Fuchsstute und Fohlen mit geringer Schabrackentigerung von Prinzgauer Leoparden-Tigerhengst. Foto: Beckmann, Seegalendorf.

reste verschiedener Größe aus, sondern beim Pferd tauchen sie meist schon in größerer Zahl und abgerundeter Form im weißen oder helleren Feld auf. Über die Färbung und Entstehung der Flecken soll aber später noch etwas gesagt werden.

Gehört aber die Fleckung zur Tigerung selbst, so sind noch eine Reihe weiterer pigmenthemmender Faktoren im Spiel, die unabhängig auch bei nicht getigerten Pferden auftreten können. Hierzu gehört das „Glasauge“ (hellblaue, mehr oder weniger gefleckte Iris. S. v. Lehmann 1951), das sog. „Ringauge“ (Abb. 7. S. auch v. Lehmann 1951 p. 186: Fuchshengst Tryton, der nur die verbreiterte Lederhaut [Sclera = Ringauge] am Auge zeigte und zahlreiche Nachkommen mit Glasaugen [!] lieferte), das „Krötenmaul“ (Abb. 7. Gesprenkelte, pigmentfreie Muster der haarlosen Hautflächen), der „Rattenschwanz“ (Abb. 9. Diese schwache Behaarung des Schweifes und der Mähne kommt in Nordamerika bei Appaloosas ²⁾ ziemlich häufig, aber auch bei Nichttigern in Europa vor), der „Begrenzungssaum“ der Tigerflecken

²⁾ Appaloosas sind getigerte Indianerpferde, ursprünglich aus dem Palouse-Distrikt, die von den Cowboys übernommen wurden und heute in den USA die zahlenmäßig drittstärkste Pferderasse darstellen (Gorbracht).



Abb. 9: Typischer „Rattenschwanz“ bei Appaloosa-Tigerung. Aus „Stern“ 1980 p. 102.



Abb. 10: Ungarischer Achattiger. Tigerflecken mit „Begrenzungssaum“.

(Abb. 10 und s. v. Lehmann 1951 p. 204. Eine Zone zwischen albinotischer und pigmentierter Haut, die den Charakter der Schimmelung hat und bei Searle [Fig. 21 p. 53] als Ausbreitung der Pigmentierung sehr gut dargestellt wird), Dauerschimmelung, verblässende Schimmelung und totaler Albinismus. Treten diese Faktoren in größerer oder geringerer Zahl zum eigentlichen Tigerfaktor hinzu, dann ist die genetische Situation wesentlich verändert gegenüber der Kaninchenscheckung, und wir haben es mit einem komplexen, polymeren Merkmal zu tun, wie ich es 1951 schon ausführen konnte.

Ich habe damals die Tigerung des Pferdes nur als polyfaktorielle, gegenüber der Nichttigerung epistatisch wirkende Einheit angesehen und noch nicht im einzelnen benannt. Damals war auch für mich das riesige Reservoir von getigerten Pferden in Amerika noch nicht zugänglich (in den USA hat z. B. allein der Appaloosa-Züchterverband 30 000 Mitglieder mit 150 000 registrierten Tigerpferden), und inzwischen sind auch in den letzten Jahren umfangreiche Untersuchungen und ausführliche Veröffentlichungen über die Genetik dieser Pferdezeichnung in Amerika erfolgt. Im wesentlichen sind hierbei die Autoren von der Genetik der Hausmaus ausgegangen, da ja hierüber heute ein enormes, kaum noch übersehbares Wissen vor allem in den englischen Sprachgebieten erarbeitet wurde. Die Folge war, daß man auch die verschiedenen Morphen des Tigerpferdes mit den „entsprechenden“ Erscheinungen bei der Hausmaus zu homologisieren suchte.

Grundsätzlich muß dazu gesagt werden, daß wir es sicher mit einer ganzen Reihe verschiedener, sich in der Wirkung steigernder (kumulativer) Gene zu tun haben. Wir haben hier also einen Fall von Heteromerie vor uns, wie er schon 1932 von Herbst definiert wurde (s. o.). Vergleichbare Fälle führt uns auch Kühn 1961 als „additive Polygenie“ bei zwei verdunkelnden Mutationen (eine dominante *At* und eine rezessive *ni*) am Flügel des Schmetterlings *Ptychopoda aversata* vor, die sich in ihrer Wirkung beim Zusammentreffen enorm steigern (p. 151), und das gleiche finden wir auch schon auf p. 145 bei dem Schema einer Kreuzung zweier verschieden großer Blüten des Tabaks (*aa bb* und *AA BB*).

Es sollte also hier nochmals festgehalten werden, daß eine Reihe verschiedener, aufhellender Faktoren mehr oder weniger zahlreich zu dem Grundschema der Tigerung hinzutreten und zu einer stärkeren Ausprägung des Gesamtbildes beitragen. Das Grundschema, das von einzelnen weißen Haarbüscheln auf der Kruppe bis zum weißen Pferd mit dunklen Flecken am ganzen Körper läuft, habe ich schon 1940 genau beschrieben, und als Beispiel aus meiner Zucht ein braunes Fohlen, das später alle Stadien bis zum Flecktiger (Leopard) durchlief, mit der Mutterstute zusammen abgebildet (v. Lehmann 1940, Abb. 3). Es wurde später sogar noch schneeweiß (Tigerschimmel), da es, ebenso wie die Mutter, auch den Faktor für ver-

blassende Schimmelung führte. Man hätte also dieses Fohlen, wie manches andere, das ich züchtete oder kennenlernte, je nach der charakteristischen Stufe im entsprechenden Alter abbilden, und die Farbe und den Fleckungstyp dann bestimmen können: als braun (oder Fuchs oder Rappe), als Schabrackentiger (ohne und dann später mit Krötenmaul), als Flecktiger (Leopard) und schließlich als verblassenden Tigerschimmel!

Nimmt man die einschlägige Literatur aus Amerika zur Hand, dann wären in jedem dieser Stadien andere Erbformeln erforderlich, um den Genotyp festzulegen! Wiersema bringt 1977 auf p. 162 und 163 zum Beispiel die häufigsten Genotypen, wie sie von zwei amerikanischen Autoren — Miller und Montgomery — für Appaloosas zusammengestellt wurden. Es sind acht Faktoren, die teils dominant, teils rezessiv eingreifen, und es ergeben sich dabei etwa 16 verschiedene Phänotypen bei ganz grober Einstufung. Es soll hier nicht bestritten werden, daß es diese zahlreichen Morphen beim Tigerpferd gibt (es gibt wahrscheinlich noch viel mehr), sondern es soll nur gezeigt werden, daß nach meinen Feststellungen in meiner Zucht alle Stufen, zumindest des Grundschemas der Tigerung, von einem Tier getragen und sukzessive sichtbar wurden. Dies wäre nicht möglich, wenn — wie die o. a. Autoren annehmen — jeder Stufe ein besonderer, abweichender Genotyp zukäme! Es muß also ein Hauptgen für das Grundschema angenommen werden, von dem Stufen abteilbar sind, im Rahmen der homomeren Reihen (s. o.).

In der ausführlichen Bearbeitung der Appaloosatigerung von Jones & Bogaart (1973) wird z. B. nach allen Züchtererfahrungen gesagt, daß nicht nur die höchste Stufe (Leopard) der Tigerung bei Paarungen mit Nichttigern die tiefere (Schabrackentiger = blanket) abspalten kann, sondern daß umgekehrt aus — vielleicht homozygot kombinierten — Schabrackentigern auch die höchste Stufe (Leoparden) hervorgehen kann (p. 302). Wenn aber andererseits besondere, eigenständige Faktorenpaare für diese beiden Morphen angenommen werden (W^{ap} , Sl^{ap} und Bl , p. 299 und 307), dann wäre dies mit der Hoffnung vergleichbar, man könne aus einfarbigen Pferden mit großen weißen Abzeichen bei einigem Geschick und Glück auch schließlich Schekken züchten! — Dies ist die eine Schwäche der angenommenen überzahlreichen Faktoren bei der Deutung der Tigergenetik.

Die andere Schwäche offenbart sich bei der Zusammenstellung der Genotypen (nach den oben erwähnten Autoren) durch Wiersema (p. 162 und 163). Es werden dort für die entscheidenden Morphen der Tigerung auch rezessive Gene angenommen (w = weiß, s = Fleckung), die also nur homozygot in Erscheinung treten können. Man müßte also bei den zahlreichen Paarungen von Tigern mit Nichttigern, aus denen Tiger gefallen sind, notwendigerweise voraussetzen, der nicht getigerte Partner habe diese spezifischen Gene heterozygot, also unsichtbar geführt. Ich habe schon 1951 eine Reihe

solcher Paarungen aus meiner Zucht und aus Ostpreußen angeführt, bei denen getigerte Stuten von nicht getigerten Hengsten Tigerfohlen brachten. Es handelte sich um die Hengste: Cancara, Theseus, Helios, Hausfreund, Landsknecht, Hannibal, Athanasius und Bohun (p. 220), und es besteht nicht der geringste Anlaß zu der Annahme, auch nur einer dieser 8 Hengste habe irgendwelche rezessive Gene für Tigerung geführt. Das gleiche gilt für die nicht getigerten Stuten, die von Tigerhengsten getigerte Fohlen brachten. — Es ist also bei der Vererbung der Tigerzeichnung des Pferdes doch wohl so, wie ich es auch 1975 für die Farben und Farbtöne des Pferdes annahm, daß die Vielfalt weniger durch eine Unzahl von verschiedenen Genen hervorgerufen wird, als vielmehr durch das wechselnde Zusammenspiel weniger, bekannter Faktoren und ihre wechselnde Einwirkung aufeinander (Epistase, Pleiotropie).

Dies gilt vor allem natürlich für die mit dem Grundschema der Tigerung mehr oder weniger eng verbundenen, oben schon erwähnten, aufhellenden Faktoren, an erster Stelle für die Schimmelung. Zunächst aber noch etwas zu den Tigerflecken. Die Fleckung des Tigerpferdes ist nicht homolog der Kaninchenfleckung, wie schon angedeutet wurde. Sie stellt grundsätzlich nicht Inseln der Grundfarbe des Tieres im weißen Meer dar, sondern die Flecken erscheinen unter Umständen längere Zeit nach der Geburt (wie auch beim Dalmatinerhund, s. v. Lehmann 1951 p. 199), unabhängig davon, ob die Haut an der Stelle weiß oder noch grau, meliert oder farbig ist; sie ha-



Abb. 11: Tigerstute (Rotschimmel von Pinzgauer Hengst Elmar-Judas — siehe Abb. 8 — mit fast fleckenloser Schabracke). Fohlen (Leopard) ebenfalls von Elmar-Judas. Gestüt Beckmann-Seegalendorf.

ben oft dunklere Farbtöne als die Grundfarbe des Felles, sie können auch in verschiedenen Farben beim gleichen Pferd auftreten und sie haben oft längeres Haar als die Umgebung (Fr. A. Beckmann, mündl. Mitt. Siehe hierzu auch das Zitat von Crew & Smith, 1930, über das sog. „Pinselhaar“, das Wriedt 1925 beschrieb). Sie stellen gewissermaßen nur ein Muster dar und hängen mit der Grundfarbe des Tieres nur lose zusammen, etwa wie Beinstreifung, Schulterkreuz und Aalstrich, denen sie farbgenetisch näher stehen. Der beste Hinweis darauf, daß es nur ein Muster, eine zusätzliche Zeichnung ist, sind die Pferde, die auf dunklem Grund weiße Tigerflecken haben (s. z. B. Wiersema Abb. 33 und Jones & Bogart Fig. 10–20c, unten rechts). Dieses Muster — meist auf mehr oder weniger albinotischem Grund — hat seine Anfangsstadien, wie gesagt, auf der Kruppe, und ich konnte schon 1963 zeigen, daß dies überhaupt das progressivste Gebiet der Haut ist, das zuerst dazu neigt, Veränderungen der natürlichen Farben etc. bei Bastardierungen oder im Zuge der Domestikation zu zeigen. Hier sind also die ersten weißen Haarbüschel, hier tauchen die ersten, dunklen Flecken auf, und hier zeigen sich auch zuerst die „Endstadien“ der weiteren Entwicklung, d. h. schneeweißes Haar mit wenigen oder ganz fehlenden Flecken (Abb. 11).

Die Größe der Flecken (Abb. 12 und 13) ist ganz offensichtlich genetisch gebunden, und es ist kein Zusammenhang mit Grundfarbe oder Alter des Pferdes erkennbar. Jones & Bogart erklären die Unterschiede in der Größe mit der Einwirkung zahlreicher — im einzelnen völlig unbekannter — Modifikatoren, die die einzelnen Melanozyten nach ihren Wanderungen vom Rückenmark bis zu den Hautschichten hemmen oder fördern. Oben wurde auch schon die „Kette“, der Schwarm kleiner Flecken beim Englischen Scheckenkaninchen erwähnt, wo diese kleinen Punkte durch gezielte Selektion gezüchtet wurden. Den klassischen Fall kennen wir übrigens bei einem Wildtier, bei einer afrikanischen Katze, dem Serval (*Leptailurus serval*), der in der gleichen Population ganz kleingefleckte Tiere und solche mit mittelgroßen Flecken hervorbringen kann, die man früher deshalb in zwei verschiedene Arten (Servalkatze und Serval) stellte.

Die verschiedenfarbigen Flecken (meist schwarz und gelb) sind nicht homolog den zweifarbigen Flecken bei den Rheinischen Scheckenkaninchen (s. Wilde, Abb. bei p. 80); hier handelt es sich um eine züchterisch festgehaltene Mutante, d. h. eine 1902 aufgetauchte Kombination zweier Grundfarben, das Schwarz der Englischen Schecken und das Gelb der Japaner Rasse. Jones & Bogart nehmen an, sie verdanken ihr Erscheinen dem — zeitlich getrennten — Einwirken verschiedener Farbgene (E und A zum Beispiel), und die Tatsache, daß Flecken ganz verschiedener Farbe (s. Abb. 117–120 der Tigerstute Irma bei Wiersema) auf der Kruppe des Pferdes auftauchen, ist ein weiterer Hinweis darauf, daß die Tigerflecken des Pferdes keinen Zusammenhang mit der Grundfarbe haben.



Abb. 12-13: Flecktiger (Leopard) mit kleinen (Abb. 12, oben) und mit großen Flecken (Abb. 13, unten). Foto: Naumann, Scharbeutz, 1980.

Bei der Tigerung des Pferdes wurde schon erwähnt, daß die Flecken oft erst einige Zeit nach der Geburt erscheinen, und es muß deshalb noch kurz ein Blick auf den ganzen Vorgang der Pigmentierung geworfen werden. Alle Pigmentierung ist zeitgebunden. Ehe die Vorstufen der Melanozyten vom Rückenmark die einzelnen Schichten durchwandert haben, bis sie an der Haut und den Haarwurzeln ankommen, verdichten sich bekanntlich manche Bezirke so stark, daß sie eine Sperre bilden, so daß die Haut an diesen Stellen ganz ohne Pigment bleibt (Danneel 1968 und früher). Das Ergebnis ist zum Beispiel das wechselnde, unkontrollierbare Scheckungsmuster der Haubenratten, aber hierher gehören auch die verschieden ausgeformten Platten der dominanten und rezessiven Scheckung beim Pferd. Auf jeden Fall hat das Fohlen in diesem Falle von Geburt an das gleiche Scheckungsmuster und behält es zeitlebens. Aber hier wie überall stoßen sich im Laufe der Zeit die äußersten Epidemisschichten ab, und die oberste Lage wird in manchen Fällen, z. B. beim Tigerpferd, oft von einer anderen, anders gemusterten und gefärbten Hautschicht abgelöst. So entstehen in ähnlicher Weise nicht nur die verschiedenen Haargenerationen der Schimmel, sondern beim Krötenmaul des Pferdes wird die erste, pigmentierte Hautschicht durch eine gesprenkelte, teilalbinotische ersetzt (s. v. Lehmann 1940 und Kapitzke Abb. p. 90, unten rechts), und mit dieser späteren Schicht erscheinen auch die Flecken. Diese sukzessive Veränderung der Haut und deren Aussehen rekapitulieren übrigens beim getigerten Pferd deutlich die durch züchterische Selektion erreichte Entwicklung (Vergrößerung der Weißfläche und Festlegung des Musters).

Es ist anzunehmen, daß die ersten Tiger nur die kleinen weißen Inseln auf der Kruppe hatten, und daß diese auffällige Zeichnung die ersten gezielten Zuchten in dieser Richtung auslöste (s. Haines Abb. p. 20 und 31). Mit der intensiveren, bewußten Häufung dieses Phänomens entstand schließlich die Steigerung im Phänotyp, und es erfolgte im Zusammenhang damit das genetische Ausstreuen einer ganzen Reihe gleichsinniger (homomerer) Faktoren, wie es auch von Jones & Bogart angenommen wird (p. 311): „... If, for instance, we assume that there are ten modifying genes for the Appaloosa pattern, and there is no qualitative difference between them, they would tend to be inherited in a manner which exemplifies a slow change from generation to generation.“

Über die Schimmelung kann hier nur kurz im Zusammenhang mit der Tigerung berichtet werden, weil diese weit verbreitete Aufhellung des Pferdes einen sehr großen Raum in der Farbgenetik beansprucht. Die Mehrzahl der Tiger ist zusätzlich mit einem Schimmelfaktor versehen, und — grob gesehen — sind die beiden bekannten Erscheinungen, die Dauerschimmelung und die verblässende Schimmelung, die auffälligsten Begleiter. Ich habe schon 1940 zur Unterscheidung dieser beiden Möglichkeiten die Bezeich-



Abb. 14: Tigerschimmel Amanullah (mit 12 Jahren rein weiß). Gestüt v. Lehmann-Mathildenhöh.

nung Achattiger und Tigerschimmel angewandt bzw. vorgeschlagen. Achattiger ist ein alter Ausdruck, und man verstand darunter Tiger, deren nichtalbinotische Hautbezirke stichelhaarig oder sehr langsam verblassend waren (Abb. 10), während ich für die verhältnismäßig schnell in Schneeweiß umfärbenden Tigerpferde den Namen Tigerschimmel vorschlug (Abb. 14). In der Vererbung gibt es bei beiden Formen einen bemerkenswerten Unterschied: Tigerschimmel spalten oft reguläre Schimmel ab, während der Achattiger so eng an die Tigerung gekoppelt ist, daß Dauerschimmel ohne Tigerflecken in der Nachzucht meines Wissens nicht beobachtet wurden (s. v. Lehmann 1940).

Die amerikanischen Autoren haben sich, wie oben gesagt, an die bekannten loci in der Genetik der Hausmaus gehalten und nennen den Steel-Faktor Sl in diesem Falle Sl^{ap} , dem sie die ganze Skala der Schimmelung beim getigerten Pferd zutrauen: „... There are a total of five known alleles with phenotypes ranging all the way from a varnished roan to a full white ...“ (Jones & Bogart p. 307). Es darf hier aber nicht verschwiegen werden, daß die Tigerung sowohl des Kaninchens als auch des Pferdes phänotypisch bei der Hausmaus nicht vorkommt; die genetischen Homologien sind also Hypothese! — Ich habe 1940 und 1951 ein getigertes Pferd aus Kitzbühel abgebildet, das eine merkwürdig verschwommene, verwaschene helle Grundfarbe zeigte mit einigen, wenigen Tigerflecken. Nach der Abb. 10–16, p. 304 von Jones & Bogart könnte es die gleiche Färbung gewesen sein, der man in Amerika den rezessiven Faktor blo (= blotchy) zuteilt. Blotchy-Mäuse sind aufgehellte Tiere, in bestimmten Kombinationen (geschlechtsgebunden!) mit reduzierter Vitalität und Fertilität, die im Zusammenhang mit Haarab-

normitäten unregelmäßige Querstreifen oder helle Farbflecke zeigen. Dieser blo-Faktor steht der Chinchilla-Serie der Maus nah. Ich halte es für ziemlich unwahrscheinlich, daß hier eine Homologie zu einer Tigerform des Pferdes vorhanden ist, bin aber ziemlich sicher, daß mehrere, genetisch und morphologisch abweichende Gene existieren, die die verschiedenen Formen der Schimmelung beim Pferd steuern.

Als letzter aufhellender Faktor, der bei der Tigerung des Pferdes gelegentlich auftaucht, wurde oben der Albinismus genannt. Nach meinen Erfahrungen und nach den Berichten aus der Zucht von Herrn Beckmann-Seegalendorf erscheinen Albinos mit roter oder hellblauer Irisfarbe als Homozygote der höchsten Stufen der Tigerung, also bei Paarungen zweier „Leoparden“, wahrscheinlich aber auch nur dann, wenn eine starke Anhäufung weiterer Aufheller — möglichst durch nahe Inzucht — zusammenkommt. Ich habe den Fall meiner rotäugigen Albinostute Morgensonne bereits 1975 ausführlich besprochen. Vermutlich wird dieser Ausfall aller Pigmente am schnellsten bei der Paarung zweier nah verwandter weißer Tigerschimmel erreicht, denn nach der amerikanischen Literatur zu urteilen, scheinen dort (wo weiße Tigerschimmel wohl wenig beliebt sind) homozygote Tiger erstaunlich oft gezüchtet zu werden, ohne daß von Albinismus die Rede ist. Man darf hier aber vielleicht einem alten Pferdezüchter die Frage erlauben, wie man zum Beispiel von Stuten, die ja im Leben nicht sehr viele Fohlen bringen können, mit Sicherheit behaupten kann, sie seien für die Tigerung homozygot!? Aber vermutlich werden in Amerika auch relativ und absolut mehr Tigerhengste zur Zucht verwendet als anderswo, so daß — bei diesen — eine homozygote Anlage eher nachprüfbar wird. —

Nomenklatorisch sollte man beim Kaninchen im genetischen Bereich der Tigerung die anerkannten Symbole beibehalten, also: Englische Scheckung $En_1, En_2 \dots$ (englisch), $K_1, K_2 \dots$ (deutsch); Deutsche Riesenschecken $DRSch_1$ usw.; Dalmatiner Rex $DRex_1$ usw., die Stufen also mit arabischen Ziffern als Suffix. Bei der Tigerung des Pferdes werden in Amerika, wo ja heute die weitaus meisten Tiger gezüchtet werden, einige Symbole auf Appaloosa abgestimmt. Die wichtigsten Faktoren, die schon erwähnt wurden, sind also W^{ap} (aus der Weiß-Serie der Hausmaus entnommen), Sl^{ap} (= Steel, aus einer langen Allelenreihe gefleckter bis weißer Morphen der Maus, meist mit verschiedenen Defekten), dann Bl (= blanket, ein in erster Linie die Schabracke hervorrufender Faktor), M (= mottled, ebenfalls aus der Allelenserie unregelmäßig gefleckter, mit verschiedenen Ausfallerscheinungen behafteter Mäuse, wobei manche Allelen geschlechtsgebunden sind), dann die rezessiven Faktoren blo (s. o.), f (= flexed tail, Knickschwanz bei der Maus mit weißen Flecken an Bauch und Schwanz, verbunden mit Anämie) und eine unübersehbare, undefinierbare Reihe rezessiver „Modifikatoren“, die nur vermutet und nicht benannt werden. Dies nur, um die — relativ be-

scheidene — Menge an Symbolen und Bezeichnungen bei Jones & Bogart anzuführen. — Im deutschen Sprachgebrauch ist die Tigerung des Pferdes zumindest seit 50 Jahren (Herbst) unter dem genetischen Symbol T geführt worden, und da Searle 1968 auch von Tiger spotting spricht, ohne allerdings ein Symbol zu verwenden, möchte ich vorschlagen, diesen Buchstaben im Deutschen beizubehalten (wieder mit Zahlenwerten 1–n bei den polymeren Stufen). — Mein 1951 für das Glasauge verwendete Symbol G ist mit dem englischen G (= grey = Schimmelung) zu leicht zu verwechseln, so daß man vielleicht G1 vorziehen sollte. Die Bezeichnung der sehr unterschiedlichen Schimmel- und Stichelhaarigkeitsformen, für die ich 1940 S und s in Vorschlag brachte, werden wegen des jetzt eingeführten S = Silver (im Englischen) auch geändert werden müssen. Dies sollte aber einer genauen Bearbeitung der Schimmelung des Pferdes vorbehalten bleiben, und in dem gleichen Zuge könnte man auch die weiteren, oben angeführten, mehr oder weniger pathologischen Begleiterscheinungen des Auges und der Haarbildung (Ringauge, Krötenmaul, Rattenschwanz) mit besonderen Symbolen festlegen.

Danksagung

Herrn Prof. Dr. K. Benirschke-San Diego und Herrn D. A. G. Searle-Harwell habe ich für zahlreiche Anregungen und Literaturbeschaffung zu danken, Herrn Fr. A. Beckmann-Seegalendorf für viele neuerliche Informationen aus der Literatur und aus seiner Zucht, ferner dem Obmann des Rexkaninchenzüchterverbandes, Herrn H. Meisch in Hannover, sowie meinem Mitarbeiter Udo Döring für die Umstellung seiner Zucht auf die zu behandelnden Fragen und schließlich meinem akademischen Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Herbst-Danzig-Langfuhr in memoriam.

Zusammenfassung

1. Die Tigerung oder Dalmatinische Scheckung zeigt relevante Übereinstimmungen beim Hauskaninchen und beim Pferd. Im Genetischen gilt dies für folgende Bereiche:

Die Tigerung ist epistatisch gegenüber der Nichttigerung der Haut. Die Vererbung der Tigerung ist nicht mit einer einfachen Allelenreihe zu interpretieren, weil verschiedene Stufen, d. h. mehrere, abweichende Morphen (Scheckungsbilder) von einem, heterozygot veranlagten Tier bei Paarungen mit Nichttigern hervorgebracht werden. In beiden Fällen, also beim Pferd und Kaninchen, erweisen sich die Grundlagen dieser verschiedenen Stufen als zahlreiche, gleichgerichtete, polymere, Faktorpaare (Homomerie), wobei sowohl identische, als auch nicht identische (isomere) Genotypen zum Zuge kommen (= Wertigkeit der Stufen).

2. Es besteht jedoch keine Übereinstimmung im Erbgang der Fleckung der beiden Arten durch zusätzliche, die Tigerung verstärkende genetische Faktoren des Pferdes; diese, meist aufhellenden Faktoren kommen auch unabhängig von der Tigerung

bei anderen Farben und Farbkombinationen des Pferdes vor und ergeben beim Einbringen ihrer abweichenden Farbgene in das homomere Grundschema den komplexen, heteromeren Fall der Polymerie. Zu diesen verstärkend aufhellenden Faktoren gehören beim Pferd vor allem die verschiedenen Formen der Schimmelung, die zum Teil eng an die Tigerung gekoppelt sind. Die Tigerflecken des Pferdes sind keine Elemente oder Teile der Grundfärbung (wie beim Kaninchen), sondern stellen ein Muster dar und haben nähere Beziehungen zu den meist dunklen Abzeichen (Beinstreifen, Schulterkreuz, Aalstrich) der Haut.

Es ist nachgewiesen worden, daß alle Stufen der Tigerung, von den ersten Andeutungen auf der Kruppe bis zum weißen Pferd mit dunklen Flecken am ganzen Körper, von einem Tier sukzessive hervorgebracht werden können, und es ist daher nicht zu vertreten, für alle diese charakteristischen Stufen autonome Genpaare zu postulieren.

3. Es wird daher für die Tigerung des Pferdes in seinem Grundschema nur ein Symbol, T, mit den homomeren Stufen 1-n beibehalten bzw. festgelegt. Bei den betreffenden Kaninchenrassen behalten die eingeführten Bezeichnungen im englischen und deutschen Zuchtbereich Geltung, wobei die polymeren Stufen jeweils durch Zahlen 1-n ausgedrückt werden.

Summary

1. Tiger spotting is in considerable accordance in domestic rabbits and horses. Genetically this is testified in the following fields.

Tiger spotting is epistatic over non tiger spotting. The heritability of tiger spotting cannot be explained by a simple set of alleles, because a heterozygous animal may produce offspring of different morphs when mated to a non tiger spotted one. In horses and rabbits these different grades of spotting are based on numerous, parallel, polymerous pairs of factors (homomery), of which either identical or nonidentical (isomeric) genotypes may be manifest.

2. There is no concordance between the two species in the presence of additional genetic factors that enforce tiger spotting of horses. These factors usually do clear up and are independent from spotting; they are evident in horses of other colours and colour-combinations, too. By integration of their aberrant colour genes into the basic homomeric scheme, they result in a complex heteromeric case of polymery. The main clearing factors in horses are the various forms of greying, which are closely linked with tiger spotting. The tiger spots of horses are not elements of the basic body colour like in rabbits, but a pattern which is related to other usually dark marks, like stripes on the leg, shoulder stripe or dorsal stripe.

It has been proved, that all grades of tiger spotting, from a faint mark on the croup to a white horse with some remnant dark patches all over the body may be found on the same individual during its life. There is no reason to assume autonomous pairs of genes for all of these grades of spotting.

3. Therefore only one symbol, T, with homomeric grades from 1-n is retained in the basic scheme of tiger spotting in horses. For the corresponding breed of domestic rabbits the English and German terms already used are retained. Polymeric grades are expressed by 1-n.

Literatur

- Crew, F. A. E., & A. D. Buchanan Smith (1930): The genetics of the horse. — Bibliogr. genet. 6: 123–170.
- Danneel, R. (1968): Die Entstehung der Farbmuster bei Säugetieren. — Naturw. Rundschau 10: 420–424.
- Gorbracht, W. (1975): Kennst Du Pferde. — Frankfurt (Limpert), 136 S.
- Haines, Fr. (1963): Appaloosa, the spotted horse in art and history. — Copyright by the Amon Carter Museum of Western Art, Fort Worth. Austin (University of Texas Press).
- Heilbronn, A., & C. Kosswig (1966): Principia genetica. — Hamburg & Berlin (Parey), 2. Aufl.
- Herbst, W. (1932): Kompendium der allgemeinen und speziellen Tierzuchtlehre. — Hannover (Scharper), 2. Aufl. Danzig–Langfuhr.
- Jones, W. E., & R. Bogart (1973): Genetics of the horse. — Fort Collins, Colorado (Callus Publishers), 2nd Ed.
- Kapitzke, G. (1973): Wildlebende Pferde. — Berlin & Hamburg (Parey), 168 S.
- Krallinger, H. F. (1955): Angewandte Vererbungslehre für Tierzüchter. — Tierzuchtbücherei. Stuttgart (Ulmer), 2. Aufl.
- Kühn, A. (1961): Grundriß der Vererbungslehre. — Heidelberg (Quelle & Meyer), 3. Aufl., 276 S.
- v. Lehmann, E. (1940): Beiträge zur Morphologie, Vererbung und Verbreitung der Schimmelung, Scheckung und Tigerung beim Pferd. — Sankt Georg 26: 5–7.
- (1951): Die Iris- und Rumpfscheckung beim Pferd. — Z. Tierz. Züchtungsbiol. 59, 2: 175–228.
- (1963): Über die Beziehungen zwischen der Streifung und sog. Tigerung bei den Einhufern. — Wien. tierärztl. Mschr. 50, 10: 895–903.
- (1975): Zur Farbgenetik des Pferdes unter besonderer Berücksichtigung der Wildformen. — Z. Tierz. Züchtungsbiol. 92, 1–2: 106–117.
- (1976): Einige Bemerkungen zum Sibirischen Reh (*Capreolus capreolus (pygargus) caucasicus* Dinnik, 1910) in Mitteleuropa. — Z. Jagdwiss. 22, 2: 75–84.
- (1978): Zur Farbgenetik des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris*). — Bonn. zool. Beitr. 29, 4: 300–302.
- (1980): Steh- oder Kippmähne? Ein Beitrag zur Morphologie des Tarpans (*Equus ferus gmelini*). — Equus 2, 1: 134–142.
- Nachtsheim, H. (1949): Vom Wildtier zum Haustier. — Berlin & Hamburg (Parey), 2. Aufl., 123 S.
- Robinson, R. (1958): Genetics of the rabbit. — Bibliogr. genet. 17: 229–558.
- Searle, A. G. (1968): Comparative genetics of coat colour in mammals. — London (Logos Press), 308 S.
- Wiersema, J. K. (1977): Het paard in zijn kleurenrijkdom. — Den Haag (Zuidgroep), 251 S.
- Wilde, O. (1975) in: Unsere Kaninchenrassen. — Reutlingen (Oertel & Spörer), 3. Aufl., 237 S.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. von Lehmann, Im Wiesengrund 18, 5305 Impekoven bei Bonn.